棉蚜对有机磷杀虫剂抗性的生化机理

孙耘芹 冯国蕾 袁家珪 祝 平 龚坤元 (中国科学院动物研究所)

摘要 本文对有机磷抗性和感性棉蚜 Aphis gossypii 三个种群抗性生化机制进行了研究。 首先用解 毒酶的抑制剂测定药剂的解毒途径。 进一步测定乙酰胆碱脂酶活力及其敏感性和多功能氧化酶、谷 胱 甘 肽 S-转移酶、 α -乙酸萘酯酶和 α -乙酸萘酯羧酸酯酶等解毒酶的活力。结果表明,体内条件下,多功能氧化酶与抗性有关,但在离体条件下,在棉蚜匀浆液中有内源抑制剂存在。 α -乙酸萘酯酸和 α -乙酸萘酯羧酸酯酶活力的增加,乙酰胆碱酯酶对杀虫剂敏感性的降低也是造成棉蚜对有机磷产生抗性的原因。

关键词 棉蚜 有机磷杀虫剂 抗性机理 多功能氧化酶 谷胱甘肽 S-转移酶 羧酸酯酶 胆碱酯酶

棉蚜 Aphis gossypii Glover 是我国北方棉区的重要害虫之一。由于我国北方棉区偏北,无霜期短,大力防治棉蚜成为确保棉花丰产的重要措施。自 1953 年起大量使用对硫磷与内吸磷以控制棉蚜的危害以来,棉蚜对有机磷抗性日趋严重。棉蚜对有机磷的抗性在国际上很少有报道。龚坤元等 (1964) 指出,1963 年在山东高密重点棉区的棉蚜对"对硫磷"与"内吸磷"的触杀抗性分别发展到 23 至 148 倍,每亩用量从 7.5 克增加到 150 克。近二十年来,由于防治工作没有得到很好的技术指导,综合防治的理论还没有普及,有机磷杀虫剂使用的品种较多,质量较差,用量又偏多,从而导致了棉蚜从单一抗性向多种抗性发展。经 1977 年抗性测定,发现高密地区的棉蚜不仅对内吸磷和对硫磷的抗性分别发展到 1,400 与 800 多倍,而且对 1963 年效力较好的敌敌畏、磷胺、甲基对硫磷也都产生了抗性。例如,用对硫磷防治棉蚜时,单位面积已为 1953 年的 100 倍,成为棉花生产中的重大问题。为了了解棉蚜对有机磷剂的抗性机制,孙耘芹等曾用 358 标记的内吸磷测定出抗性棉蚜的体壁对其穿透速度比感性的慢。

作者为了进一步了解棉蚜对有机磷剂的抗性生化机制,用抗性高的高密棉蚜种群与 北京市内及青岛非棉区的棉蚜种群进行了抗性的生化机理研究,为克服或延缓抗性发展 以及混配农药增高药效提供理论依据。

材料与方法

- 1. 棉蚜 用下列三个种群进行测试
- (1) 高密棉蚜,来源于山东高密棉田,对有机磷杀虫剂有很高的抗性。
- (2) 青岛棉蚜,采集于青岛市海洋研究所院内木槿树上。
- (3) 北京种群,采自北京住宅院内木椪树上。

全部试验均选用无翅成蚜作为生物测定及生化研究的试虫。

 生化试剂均为分析纯。

- 3. 生物测定 用同位素标定容量的玻璃毛细管,将试液点滴于蚜虫体背。每次测定均用当日从棉苗采集来的无翅成蚜;每种药剂配成5—6个浓度,每个浓度处理30头蚜虫,重复3次。处理后放在室温条件下饲养,5小时检查死亡率。丙酮处理作对照,用以校正死亡率。
- **4.** 乙酰胆碱酯酶测定 蚜虫匀浆的胆碱酯酶测定,按照 Ellman 等 (1961)的方法进行。酶反应体系的总体积为 3 毫升,含有 0.1 mol/L pH 8.0 的磷酸缓冲液 2.60 毫升,0.01 mol/L 的 5,5′-二硫代双-2-硝基苯甲酸 (DTNB) 0.1 毫升,0.075mol/L 的碘化硫代乙酰胆碱 50 微升,及相当于 5 头无翅成蚜的酶液 0.25 毫升。无酶水解测定,则用缓冲液代替酶液。混合液置于 25℃中反应 15 分钟,用 0.1 毫升 1×10⁻³ mol/L 的毒扁豆碱终止反应。再用 72-1 型分光光度计在 410 毫微米波长测定光密度。

测试胆碱酯酶的体外抑制作用,是将 10 或 20 微升不同浓度的对氧磷丙酮液置于反应瓶内,俟丙酮挥发后,加入酶液,在 25℃中反应 10 分钟,然后再加入底物和显色剂的缓冲液,测定酯酶活力,求出抑制中浓度 (I₂₀)。

5. 多功能氧化酶 (Mixed-function oxidase, MFO) 测定 蚜虫匀浆的 MFO 活力测定。采用 Wilkinson (1969) 和 Brooks (1970) 的艾氏剂环氧化为狄氏剂的反应方法。另加入的家蝇腹部。取自羽化四天的雌蝇。用 0.1 mol/L 的 Tris-HCl pH 7.8 缓冲液匀浆,使每毫升含 2.5 或 5 个蝇腹及蚜虫 100 或 200 头。 母浆后在 0℃下 12,000×g 离心 15 分钟,经玻璃棉过滤后取上清液作为酶原。 反应混合液总体积为 3 毫升,含有 80 微克艾氏剂 内酮液的缓冲液 1.5 毫升,酶液 1 毫升, 2 mmol/L 的 NADPH 0.5 毫升。将混合液置于 30℃水浴中反应 30 分钟,即用丙酮终止反应,再用正己烷提取后定容,无水硫酸钠脱水后,上气相色谱仪测量。

气相色谱条件 电子捕获检定器玻璃柱: 长 1.5 米,内径 0.3 毫米。柱的载体为 1.5 % OV17+1.95%,QF-1/Gas Chrom Q 80—100 目。柱温为 195 ℃;检定器温度为 225 ℃;汽化室温度为 225 ℃。N₂气流速为 60 毫升/分钟。

- 6. 谷胱甘肽 S-转移酶测定 参照 Booth 等 (1961) 和 Habig 等 (1974) 用 1-氯-2,4-二硝基苯 (CDNB) 作为底物的方法,测定谷胱甘肽 S-转移酶的活力。反应混合液的总体积为 2 毫升,含有 10 微升 0.1 mol/L 的 CDNB 丙酮液,0.66 毫升 0.1 mol/L pH 8.0 的磷酸缓冲液,0.34 毫升 30 mmol/L 的谷胱甘肽,和 1 毫升酶液(相当 50 头蚜虫)。置于 25—27℃中反应 30 分钟,加热使酶失活后,用分光光度计测定 350 毫微米的光密度。
- 7. 羧酸酯酶测定 测定水解 α -乙酸萘酯的酯酶活力,是参照 Asperen(1962)的方法。反应混合液为 3 毫升,含 0.1 mol/L pH 7.0 的磷酸缓冲液 2 毫升,及酶液 1 毫升(相当一头蚜虫)。进行群体试验时,用 50 头蚜虫一次处理。测定 α -乙酸萘酯羧酸酯酶时,先加入 5× 10^{-3} mol/L 的毒扁豆碱 0.1 毫升,反应 10 分钟后,再加 30 微升显色剂 (1%重氮蓝 B 和 5%十二烷基磺酸钠按 2:5 配成,静止 10 分钟后在波长 590 毫微米下比色。

结果和讨论

1. 生物测定 对硫磷和对氧磷对三个棉蚜种群的生物测定结果见表 1。

药 剂	地区	LD50 (µg/蚜)	直线方程式	抗性倍数
对硫磷	北京 青岛 高密	0.038 0.059 0.935	y = 3.04 + 1.15x $y = 3.41 + 0.84x$ $y = 1.32 + 1.76x$	1 1.55 24.61
北 京 对領磷		0.004 0.009 0.021	y = 1.16 + 2.28x y = 1.45 + 1.71x y = 1.26 + 1.52x	1 .2.25 5.25

表 1 不同地区的棉蚜对于对硫磷和对氮磷的抗性比较

表 1 结果表明了高密棉蚜种群对"对硫磷"的抗性是北京棉蚜种群的 24 倍,对"对氧磷"的抗性约为 5 倍左右。 这与高密老棉区长期使用对硫磷及其它多种有机磷杀虫剂产生选择作用有关。作者曾用生物测定方法测试了氧化酶抑制剂(氧化胡椒基丁醚,PB) 和增效磷(SV,) 对马拉氧磷,以及谷胱甘肽 S-转移酶抑制剂(碘甲烷) 对甲基对硫磷和对硫磷对高密抗性棉蚜的增效作用(表 2)。结果指出,氧化胡椒基丁醚和增效磷对马拉氧磷有明显的增效作用,增效比值(SR)分别达到 6 和 7 倍,而碘甲烷对甲基对硫磷和对硫磷均无显著增效作用。这表明了棉蚜产生的抗性,可能与多功能氧化酶有一定关系,而与谷胱甘肽 S-转移酶的关系不大。为了进一步探讨棉蚜产生抗性的生化机制,又分别进行了胆碱酯酶、多功能氧化酶、谷胱甘肽 S-转移酶及羧酸酯酶的活力测定,用以阐明胆碱酯酶的敏感性及解毒酶与棉蚜抗性的关系。

	$\mathrm{LD}_{\mathfrak{s}^6}$	增效比值	
ויזג פצ	单 独 用	十抑制剂	(S. R.)
马拉氧磷	0.0147	0.002(SV ₁)	7.35
马拉氧磷	0.0147	0.0024(PB)	6.13
对硫磷	2.147	1.64(CH ₃ I)	1.31
甲基对硫磷	0.023	0.0167(CH ₃ I)	1.38

表 2 几种抑制剂对有机磷抗性棉蚜的增效作用

2. 乙酰胆碱酯酶活力及其敏感性测定 表 3 列出了三地区棉蚜种群的乙酰胆碱酯酶的活力,以及对氧磷的抑制作用。结果表明,三地区棉蚜种群的乙酰胆碱酯酶活力虽没有显著的差异,但从对氧磷对乙酰胆碱酯酶的抑制中率(I₅₀)来比较,可看出高密棉蚜体内的乙酰胆碱酯酶对"对氧磷"的不敏感性指数是北京棉蚜的 14.2 倍,也就是说,抗性棉蚜的乙酰胆碱酯酶对"对氧磷"有较高的不敏感性。

表 3 抗性和感性棉蚜的 AChE 活力及对氯磷的抑制作用

种	辩	AChE 活力 (μM/蚜/分钟)	I ₅₀ (M)	AChE不敏感性指数 (RI ₅₀ /SI ₅₀)
北	京	1.38×10-4	4.47×10-9	1
背	路	2.28 × 10-4	8.42×10^{-9}	1.88
高	绺	2.14×10-4	6.34×10 ⁻⁸	14.20

文献报道,Smissaert(1964)首先发现害虫或害螨的乙酰胆碱酯酶敏感性的改变,可引起对有机磷杀虫剂的抗性。例如,对有机磷剂具有抗性的棉红蜘蛛 Tetranyehus urtieae 体内乙酰胆碱酯酶的活力只有敏感种群的三分之一,而对"对氧磷"和"地氧农"的敏感性则分别降低 600 和 150 倍。Wharton 等人(1970)发现澳大利亚的微小牛蜱 Boophilus microplus 抗性品系,具有减小有机磷剂(底物)活力和降低抑制速率的能力。Schuntner 等(1967)在以羊铜绿蝇 Lueilia cuprina 进行试验后,也提出乙酰胆碱酯酶的变性是产生抗性的一个原因。继之,在黑尾叶蝉 Nephotettix cincticeps (Hama 等,1971; Iwata 等,1972),家蝇(Tripathi 和 O'Brien,1973),以及淡色按蚊 Anopheles albimanus (Ayad 和 Georghiou,1975)等昆虫的试验中,都证明抗性品系的乙酰胆碱酯酶的变性,对有机磷剂和氨基甲酸酯的敏感性都有所降低。本试验的结果也表明了棉蚜对有机磷杀虫剂产生的抗性是与乙酰胆碱酯酶对杀虫剂的敏感性降低有关。引起这种变化,从遗传学理论来说,是受基因控制的(Ballontyne 和 Harrison,1967;Stone 等,1976;Plapp 和 Tripathi,1978;Oppenoorth,1979)。实质上,是由于酶结构出现变异所致,因而对抑制剂表现不同的反应。这种胆碱酯酶被称为"变构乙酰胆碱酯酶"。至于这一基因位于棉蚜的那一对染色体上,形成这种酶对底物和抑制剂的反应及其结合部位等,还待进一步研究。

3. 解毒酶活力测定

(1)多功能氧化酶 MFO 对进入虫体的杀虫剂的代谢作用以及引起昆虫的抗药性,起着重要作用。在表 2 列出的对抗性棉蚜测试的结果中,氧化胡椒基丁醚和增效磷对马拉氧磷都具有明显的增效作用,说明棉蚜对有机磷剂的抗性,是与多功能氧化酶的解毒作用有关的。又据 Devonshire (1973) 报道,在桃蚜 Myzus persicae 的匀浆液内还含有多功能氧化酶的内源抑制剂。作者应用气相色谱法分别测定了棉蚜和家蝇腹部的匀浆液,以及二者的混合匀浆液对艾氏剂环氧化为狄氏剂的反应能力。结果见表 4。表中数值指出,用 100 头或 200 头棉蚜匀浆液测不出有艾氏剂转化成的狄氏剂,而用 DDVP 和二氯苯醚菊酯的抗性家蝇品系测定时,狄氏剂的含量分别为 0.000819 和 0.0018 微克/蝇腹/分钟。当用蝇腹和棉蚜的混合匀浆测定时,狄氏剂的含量分别降为 0.000233 和 0.00061 微克/蝇腹+40 头蚜虫/分钟。由此可清楚的看出,棉蚜的匀浆液中含有内源抑制物,可使

祥 本	秋氏剂 (μg/每处理/30分钟)	狄氏剂 μg/1头蝇腹+40头虾虫/分钟 μg/1头蝇腹/分钟	活力 百分比	蚜虫对家蝇 MFO的抑制率 (%)
100头蚜虫	0			
100头蚜虫 + 2.5头蝇腹	0.0175	0.000233	28.5	71.5
2.5头蝇腹	0.0614	0.000819	100	0
200头蚜虫	0			
200头蚜虫 + 5头蝇腹	0.0916	0.00061	33.9	66.1
5头蝇腹	0.2679	0.00180	100	0

表 4 棉蚜、家蝇腹部匀浆及二者混合匀浆的 MFO 活力测定

蝇腹匀浆中的多功能氧化酶活力被抑制 66.1—71.5%。 但内源抑制物是什么? 如何形成,能否被其他化合物抑制,有待进一步研究。

(2) 谷胱甘肽 S-转移酶 在表 2 中列出的用碘甲烷作抑制剂的测定结果,表明了碘甲烷对"对硫磷"和甲基对硫磷的增效比值仅分别为 1.31 和 1.38,增效作用并不显著。当用 CDNB 作底物测试三地区棉岈种群的谷胱甘肽 S-转移酶时,酶活力虽有些差异但不显著(表 5),与生物测定结果相符,说明棉蚜对有机磷剂的抗性与谷胱甘肽 S-转移酶的活力关系不大。

种	群	酶 活 力 (光密度/亮克蛋白/30分钟)
北	京	0.0135
背	岛	0.0290
 髙	密	0.0314

表 5 三地区棉蚜谷胱甘肽 S-转移酶的活力比较

表 6 棉蚜匀浆对 α-乙酸萘酯的水解和霉扁豆碱的效应

种	群 -	酶活力(μM/蚜/分钟)			
त्याः	4+	未经毒品	扁豆碱抑制	经毒扁	豆碱抑制
北	京	1.61	(1)	0.16	(1)
胃	岛	3.71	(2.30)	2.88	(18.00)
髙	密	24.56	(15.25)	11.25	(70.31)

括号内数字为抗性棉蚜与感性棉蚜的相对活力

(3) a-乙酸萘酯酶和 a-乙酸萘酯羧酸酯酶 棉蚜水解 a-乙酸萘酯的酯酶活力 测定

见表 6。结果表明,高密棉蚜的 α -乙酸萘酯酶活力比北京棉蚜的高 15.3 倍,青岛棉蚜比北京棉蚜高 2.3 倍; α -乙酸萘酯羧酸酯酶的酶活力,高密棉蚜比北京的高 69.3 倍,青岛棉蚜比北京的高17倍。这些结果明显地表明了,棉蚜抗性的增加与 α -乙酸萘酯酶的活力有关,特别与 α -乙酸萘酯羧酸酯酶活力的增加关系更大。

从图 1 可看出,三地区棉蚜对"对硫磷"和"对氧磷"的反应,在 LD₅₀ 值和 α-乙酸萘酯酶活力之间,有很好的相关性。即:棉蚜体内α-乙酸萘酯酶活力越高,对上列两种有机磷剂的 LD₅₀ 值 也 相应地越高。高密抗性棉蚜的α-乙酸 萘酯酶活力最高,因而对上列二个化合物的

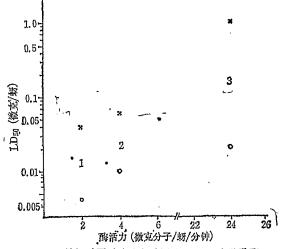


图 1 柳蚜对于对硫磷和对氧磷的 LD₂₀ 和羧酸酯 酶活力的关系

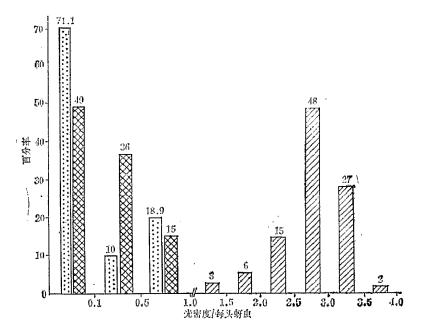
×对硫磷 O对氧磷 1北京 2青岛 3高密

解毒作用也最强。这与文献报道的桃蚜抗性也是一致的。据 Needham 和 Sawicki(1971)报道,桃蚜的抗性与其体内所含酯酶活力呈正相关,而酶活力的增加则是由于"E,酶"引

起的。随后,Devonshire 和 Sawicki (1975)测试了七个抗性程度不同的桃蚜品系,发现 "E4 酶"的量是随着抗性程度的增高而以几何级数的方式上升的,显示了桃蚜抗性的产生 和增强,是由于操纵 E4 酶的结构基因产生纵列复制,使基因的拷贝数增加所致。那么棉蚜的抗性是否也与类似桃蚜中 E4 酶量的增加有关,尚待进一步验证。

对个体棉蚜的 α-乙酸萘酯酶活力的测定见图 2。

结果得出,北京的敏感蚜群有 71.1% 个体的光密度值小于 0.1,有 28.9% 的个体在 0.11—1.0 之间;青岛的蚜群中,有 49%个体的光密度值小于 0.1,而有 51%个体在 0.11—1.0 之间;而高密的抗性蚜群的个体,光密度值都高于 1.0,并有 47.5% 个体介于 2.51—3.0,在 2.0—3.5 的光密度值之间个体出现频率达 95.2%。这些记录清楚地说明了,北京和青岛棉蚜个体内 α -乙酸萘酯酶的活力较低,分布频率不规则,可能是由于 α -乙酸萘酯酶是随机地在某些个体中发生的缘故。高密地区的高抗棉蚜,由于长期不断地处于较高浓度的杀虫剂压力选择下,致使 α -乙酸萘酯酶的活力增高,出现的频率较集中,几乎呈现常态分布曲线。从测定棉蚜个体的酶活力分布频率,可以进一步了解棉蚜种群抗性的均一程度,是否能作为测定棉蚜抗性的指标,有待进一步研究。



参考 文献

囊坤元、张桂林、翟桂荣 1964 棉蚜对 1059 的抗性。昆虫学报 13(1): 1。

Asperen, K. Van 1962 A study of housefly esterases by mean of a sensitive colorimetric method. J. Ins. Physiol. 8: 401.

Ayad, A. and G. P. Georghiou 1975 Resistance to organophosphates and carbamates in Anopheles albinanus based on reduced sensitivity of acetylcholinesterase. J. Econ. Ent. 68: 295.

- Ballontyne, G. H. and R. A. Harrison 1967 Genetic and biochemical comparisons of organophosphate resistant between strains of spider mites (Tetranychus species: Acari). Ent. Exp. Appl. 10: 231.
- Booth, J. et al. 1961 An enzyme from rat liver catalyzing conjugations with glutathione. Biochem. J. 79: 516.
- Brooks, G. T. et al. 1970 Cyclodiene epoxide ring hydration by microsomes from mammalian livers and houseflies. Biochem. Pharmacol. 19: 255.
- Devonshire, A. L. 1973 The biochemical mechanisms of resistance to insecticides with especial reference to the housefly, Musce domestica and aphid, Myzus persicae. Pestic. Sci. 4: 521.
- Devonshire, A. L. and R. M. Sawicki 1975 The importance of the decreased susceptibility of acetylcholinesterase in the resistance to organophorous insecticides. In: "Proc. 3rd Internal. Congr. Pestic. Chemists." pp. 441—6.
- Ellman, G. L. et al. 1961 T new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity. Biochem. Pharmacol. 7: 88.
- Habig, W. H. et al. 1974 Glutathione S-transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. J. Biol. Chem. 22: 7130.
- Hama, H. and T. Iwata 1971 Insensitive cholinesterase in the Nakagawara strain of the green rice leafhopper Nephotettis cincticeps Uhler (Hemiptera: Ciadellidae), as a cause of resistance to carbamate insecticides. Appl. Entomol. Zool. 6: 183.
- Iwata, T. and H. Hama 1972 Insensitivity of cholinesterase in Nephotettix cincticeps resistant to carbamate and organophorus insecticides. J. Econ. Entomol. 65: 643.
- Needham, P. H. and R. M. Sawicki 1971 Diagnosis of resistance to organophosphorus insecticides in *Myzus persicae*. Nature (London) 230: 125.
- Oppenoorth, F. J. 1979 Localisation of the acetylcholonesterase gene in the housefly Musca domestica. Ent. Exp. Appl. 25: 115.
- Plapp, F. W., Jr. and R. K. Tripathi 1978 Biochemical genetics of altered acetylcholinesterase resistance to in secticides in the housefly. Biochem. Genet. 6: 1.
- Schuntner, C. A. and W. J. Roulston 1967 A resistance mechanism in organophosphorus-resistant strains of sheep blowfly (Lucilia cuprina). Aust. J. Biol. Sci. 21: 173.
- Smissaert, Hr R. 1964 Cholinesterase inhibition in spider mites susceptible and resistant to organophosphate. Science 143: 129.
- Stone, B. F. et al 1976 Biochemical genetics of resistance to organophosphorus acaricidae in three strains of the cattle tick Boophilus microplus. Aust. J. Biol. Sci. 29: 265.
- Tripathi, R. K. and R. D. O'Brien 1973 Effect of organophosphates in vivo upon acetylcholinesterase isozymes from housefly head and thorax. Pestic. Biochem. Physiol. 2: 418.
- Wharton, R. H. and W. J. Roulston 1970 Resistance of ticks to chemicals. Ann. Rev. Ectomol. 15: 381.
- Wilkinson, C. F. and L. J. Hicks 1969 Microsomal metabolism of the 1, 3-benzodioxole ring and its possible significance in synergistic action. J. Agr. Food. Chem. 17: 829.

BIOCHEMICAL MECHANISM OF RESISTANCE OF COTTON APHIDS TO ORGANOPHOSPHORUS INSECTICIDES

Sun Yun-qin Feng Guo-lei Yuan Jia-gui Zhu Ping Gong Kun-yuan
(Institute of Zoology, Academia Sinica)

The cotton aphid Aphis gossypii Glover is one of the most important pests infesting cotton in the cotton areas of North China. Since 1953 organophosphorus insecticides have been used to control the aphid for keeping up good yield of cotton. At present, resistance of the aphid to insecticides has become a vital problem in cotton production. This has prompted us to investigate the mechanism of resistance to organophosphorus insecticides and to search for the strategy to control the resistant aphids.

All experiments were performed on apterous viviparous female aphids and topical application was adopted for testing the effect of insecticides on the aphids. Three populations of cotton aphids (B=Beijing, Q=Qing Dao, and G=Gao Mi) were compared. The LD₅₀ values of parthion and paraoxon on aphids of population B, Q and G were 38 and 4, 59 and 9, and 93.5 and 21 ng/aphid respectively. Besides the slower penetration of organophosphorus insecticides into the aphids of resistant populations, the use of synergists including methyl iodide, SV₁ (O, O-diethyl O-phenyl phosphorothionate) and piperonyl butoxide has given evidence indicating whether mixed function oxidases (MFO), carboxylesterase and glutathion S-transferase are involved in the formation of resistance. MFO seems to be one of the factors causing resistance, but the cotton aphid homogenates in vitro are found to contain endogenous inhibitors of MFO. The results also showed that the sensitivity of AChE to paraoxon in resistant population G was 1.9 and 14.2 times lower than that in populations Q and B. The activities of L-Na esterases and L-NA carboxylesterases in population G were respectively 2.3—15.4 and 18.0—70.0 times higher than that in populations Q and B. The activities of esterases showed more conspicuous difference in the three populations.

Key words Aphis gossypii Glover—organophosphorus insecticides—resistance mechanism—mixed function oxidase—glutathion S-transferase—carboxyesterases—cholinesterase